Tome 41, nº 16. — Juin 1934.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der schweizerischen zoologischen Gesellschaft in Bern, den 10. und 11. März 1934.

Bemerkungen über die Brachiopoden

von

Karl HESCHELER
Zürich.

Die Brachiopoden sind eine kleine, marine, in bestimmter Richtung sehr spezialisierte Abteilung der wirbellosen Tiere, die in ihrer Geschlossenheit einerseits und der offensichtlich fortschreitenden Differenzierung in bestimmter Richtung anderseits der vergleichend-morphologischen Forschung äusserst günstige Objekte bieten. Diese Armfüssler haben aber auch eine sehr lange Geschichte hinter sich und erscheinen schon in den ältesten Sedimenten reich vertreten, so dass ihre ersten Anfänge jedenfalls weit in praecambrische Zeiten zurückgehen. Ueber den Zusammenhang der Untergruppen der Brachiopoden kommt die Palæontologie zu Schlüssen, die sich durchaus mit denen der vergleichenden Anatomie decken. Somit sind die Brachiopoden besonders geeignet, zu zeigen, wie fruchtbar die Zusammenarbeit der palæontologischen Forschung an den fossilen und der morphologischen Untersuchung an den recenten Vertretern sich gestalten kann.

Zoologen wie Palaeontologen teilen die Brachiopoden in die beiden Abteilungen der *Ecardines* oder *Inarticulata* und der *Testicardines* oder *Articulata*. Die Palaeontologie zeigt, dass jene die älteren und im Cambrium fast ausschliesslich vertreten sind, dass sie im Silur schon den Höhepunkt überschreiten und heute noch mit den Gattungen *Lingula*, *Discina*, *Crania* als letzten Resten sich erhalten haben. Bei ihnen sind die Schalenklappen ohne direkten Zusammenhang. Die Testicardines haben sich recht einseitig specialisiert, hauptsächlich aus dem Grunde, weil die zwei Schalenklappen hinten durch die Schlosseinrichtungen in engere Verbindung gekommen sind, Typus: *Terebratula* oder *Magellania* ect. Ihre Hauptent-

wicklung fällt in das spätere Palaeozoicum und das Mesozoicum. Auch die Zoologie der recenten Tiere kommt zum Schlusse, es seien die Ecardines die Vertreter mit der ursprünglicheren Organisation, die Testicardines die abgeleiteteren.

Als ich vor mehr als 30 Jahren einen Lehrauftrag für Palaeontologie erhielt, erschienen mir unter den Wirbellosen diese Brachiopoden als eine Abteilung, welche die Notwendigkeit des Zusammenarbeitens von Palaeontologie und vergleichender Anatomie instruktiv zu demonstrieren vermag, und ich habe das Kapitel über die Armfüssler meist als einleitendes ziemlich ausführlich behandelt. Besondere Aufmerksamkeit schien mir eine vergleichende Betrachtung der Muskulatur bei den verschiedenen Brachiopoden zu verdienen, ein Moment, dem weder in den Zusammenfassungen über die Gruppe, noch in den Specialarbeiten grösseres Interesse geschenkt wird. Ich habe in einer kleinen Notiz (1904) auf diesen Punkt hingewiesen, und er erscheint mir heute noch nicht unwesentlich für die Beurteilung der Abstammung der Brachiopoden als Ganzes, wie für die des Zusammenhangs der Vertreter innerhalb der Abteilung selbst. Es sei bemerkt, dass über die Homologien der einzelnen Muskeln bei den verschiedenen Armfüsslergruppen zwar zahlreiche vergleichende Betrachtungen (siehe besonders BLOCHMANN) vorliegen, dass damit aber der Fragenkomplex, der sich an die Muskulatur knüpft, nicht erschöpft ist.

Lingula (Atremata), zweifellos der ursprünglichste Vertreter, steckt mit einem langen Stiel in einer Wohnröhre im Meeressande und richtet den Körper, der zwischen 2 Schalenklappen, einer morphologisch als dorsal, einer als ventral zu bezeichnenden, liegt, gegen die Oeffnung der Wohnröhre hin, in die sich das Tier entsprechend der Contraction des Stiels tief zurückziehen kann. Dieser Stiel ist eine direkte Verlängerung des Körpers, enthält im Innern die Fortsetzung des Coeloms, aussen eine sehr stark entwickelte Längsmuskulatur, die Epidermis und eine sehr dicke Cuticula. *Discina* (nachgewiesen seit Silur) hat nur noch einen kurzen Stiel, der aber auch noch ein Stück Coelom enthält und die ventrale Schalenklappe hinten mit einem Schlitz oder Loch durchbohrt *(Neotremata)*. *Crania* (seit Silur bekannt) ist, wie viele andere beschalte Tiere, z. B. gewisse Testicardines und Muscheln, dazu übergegangen, sich mit einer Schalenklappe selbst festzuheften. So kam der Stiel nicht mehr zur Ausbildung. Man vergleiche die

Rückbildung des Fusses und Byssus bei Muscheln, die mit einer Klappe festsitzen.

Wegen der Ausbildung des Stieles musste die Afteröffnung sich bei *Lingula* und bei *Discina* nach rechts verschieben, also eine Prosopygie in allgemeinem Sinne; der After wird gegen das Vorderende verlagert. Den Testicardines fehlt der Enddarm; der Darm schliesst blind ab. Bei *Crania*, bei der das hemmende Moment der Anheftung mit dem Hinterende wegfällt, liegt der After offenbar in ursprünglicher Lage, nämlich am Hinterende. Diese Lage des Afters bei *Crania* genügt allein schon, um zu zeigen, dass die Orientierung des Brachiopodenkörpers, bei der eine Schalenklappe die dorsale, eine die ventrale repräsentiert, die richtige ist. Darauf hat Blochmann bereits 1892 aufmerksam gemacht und damit die Auffassung Caldwell's (1882) zurückgewiesen, nach der bei der Wurmgruppe, welche die später von A. Lang als *Prosopygii* bezeichneten Tiere umfasst und die auch die Brachiopoden umschliesst, die Gegend zwischen Mund und After die dorsale sei und die festgeheftete die ventrale; darnach wären beide Schalenklappen der Brachiopoden ventral gelagert. Das ist nicht haltbar und auch für *Phoronis* von de Selys-Longchamps (1907) in seiner Monographie abgelehnt worden.

Es sei darauf aufmerksam gemacht, dass die Tunicaten eine sehr einleuchtende Parallele zu dem Gesagten bieten. Ursprünglich festsitzend, wie die heutigen Ascidien, haben sie auch Prosopygie erworben. Wenn die Festheftung aufgehoben wird, wie bei den Salpen, verlagert sich der After wieder an seinen ursprünglichen Ort, an das Hinterende.

Bei *Lingula* findet sich nun eine sehr reich entwickelte Muskulatur, die spezielle Schalenmuskulatur, die Muskelzüge aufweist, welche in den divergentesten Richtungen verlaufen und eine Verschiebung der Schalenklappen gegeneinander in der verschiedensten Weise erlauben. Man hat von dieser Bewegung gesagt, sie sei so, wie wenn ein Mann vergnügt die inneren Handflächen gegeneinander reibe. Aber neben diesen speziellen Schalenmuskeln ist noch die starke Längsmuskulatur des Stieles vorhanden, die direkt übergeht in eine relativ gut entwickelte Muskulatur der Körperwand und des Mantels. Auch bei den anderen *Ecardines*, bei denen die Schalenmuskulatur mehr specialisiert wird, ähnlich wie bei den *Testicardines*, tritt daneben noch eine gut entwickelte allgemeine

Körperwandmuskulatur auf; diese schwindet bei den *Testicardines* bis auf wenige Reste und die Schalenmuskulatur wird nun zu den nach einem einheitlichen Typus entwickelten Öffnungs- und Schliessmuskeln der Schale und wenigen an den Stiel ansetzenden Muskeln. Der Stiel selbst ist eine Bildung ganz anderer Art als bei den *Ecardines*. Er enthält keinen Teil der secundären Leibeshöhle mehr. besteht aus cuticularisierter Epidermis und Bindegewebe und ist eine Ausstülpung der ventralen Körperwand. welche die nach der Dorsalseite umgebogene Partie der Ventralschale, den Wirbel, durchbohrt. Alles das hat sich offensichtlich so ausgestaltet im Zusammenhang mit der Ausbildung des Schlosses. das eine Scharniereinrichtung. wie bei einer Türe, darstellt.

Bei den *Testicardines* entwickelt sich sodann zur Stütze des Armapparates das Armgerüst. Dass für dieses wieder interessante Entwicklungsreihen aufgefunden worden sind, die auch ontogenetische Parallelen haben und deswegen bekannte Beispiele für das biogenetische Grundgesetz liefern, mag nur kurz in Erinnerung gebracht werden.

Die Betrachtung der Brachiopodenmuskulatur dürfte nun, wie gesagt, nicht damit erschöpft sein. dass man die Homologien zwischen den einzelnen Muskeln der verschiedenen Brachiopoden festzustellen sucht. sondern man wird die Frage aufwerfen müssen: Warum haben die *Ecardines*, warum hat insbesondere *Lingula* eine so reich entwickelte Muskulatur? Der Hinweis, dass das durch die vielseitige Bewegung der Schalenklappen bei *Lingula* bedingt sei. löst diese Grundfrage nicht.

Die ganze Ausbildung der Muskulatur bei *Lingula* erinnert durchaus an einen Hautmuskelschlauch, wie er besonders typisch bei den Anneliden entwickelt ist. Dann wird man sofort zur Vermutung kommen, dass der Stiel ein modificierter hinterer Abschnitt eines langgestreckten Wurmkörpers sei. Dieser Gedanke, auf eine Annelidenabstammung der Brachiopoden angewendet, würde dazu führen, im Stiel einen ehemals segmentierten Abschnitt des Ringelwurmkörpers zu suchen, wie denn der zwischen den Schalenklappen geborgene Teil des Körpers tatsächlich noch Andeutungen einer Metamerie erkennen lässt (Dissepimente, 2 Paar Segmentalorgane bei *Rhynchonella*).

Die grosse Bedeutung von *Lingula* veranlasste mich vor einigen Jahren, Herrn Dr. Paul von Rautenfeld, dem das Zoologische

Museum von Zürich so wertvolle Schenkungen ostasiatischer Tiere zu verdanken hat, zu bitten, *Lingula*-Material von der chinesischen Küste für das Zoologische Institut der Universität Zürich zu sammeln. Wir wurden tatsächlich mit solchem von Herrn von Rautenfeld reichlich beschenkt.

An diesem Material hat zunächst Fräulein Cornelia Schaeffer Untersuchungen ausgeführt, publiziert in Acta Zoologica Bd. VII 1926. Sie stellte insbesondere Beobachtungen über das Blutgefässystem, die Segmentalorgane, die Geschlechtsorgane und den Stiel an. Es sei hier nur auf die Ergebnisse, die den Stiel und die Gonaden betreffen, hingewiesen. Vor allem erschien es von Interesse zu sehen, ob etwa am Stiel noch irgend eine Spur einer Segmentierung sich nachweisen lasse. Das war nicht der Fall. Wenn also, wenigstens beim erwachsenen Tier von *Lingula*, eine ehemalige Segmentierung dieses Teils keine Spuren hinterlassen hat, so ist eine Ableitung der Brachiopoden von den Anneliden auf diesem Wege nicht zu demonstrieren. Damit ist jedoch das Problem nicht erledigt. Das wird noch zu erörtern sein.

Mit Bezug auf die Geschlechtsverhältnisse herrscht für *Lingula* seit alter Zeit eine Discussion, ob dieses Tier getrenntgeschlechtlich oder hermaphroditisch sei. Bis in die neueste Zeit stehen sich die Meinungen gegenüber. Auch Frl. Schaeffer konnte diese Streitfrage nicht lösen und hielt einen hermaphroditischen Zustand für möglich. Für alle anderen genauer untersuchten Brachiopoden wurde dagegen übereinstimmend Gonochorismus festgestellt. Eine wichtige Entdeckung von Schaeffer war der Nachweis besonderer Dotterzellen neben den Eizellen im Ovarium von *Lingula*. Ueber die wahre Grösse dieser Dotterzellen hat sich die Autorin allerdings getäuscht. Bei den übrigen Brachiopoden waren z. T. Follikelzellen, aber keine besonderen Dotterzellen bekannt.

In einer weiteren Arbeit hat nun Ernst Senn die Geschlechtsverhältnisse von *Lingula* und einigen anderen Brachiopoden untersucht und ist zu sehr wichtigen und bestimmten Resultaten gekommen. Die Abhandlung wird in den Acta Zoologica Bd. XV 1934 erscheinen. Er konnte feststellen, dass *Lingula* sicher getrenntgeschlechtlich ist; die männlichen und weiblichen Individuen lassen sich aber in gar keinen anderen Merkmalen als den Gonaden unterscheiden. Dieser Nachweis gelang auf dem Wege, dass die Structurverhältnisse der Gonaden einer grossen Zahl von Individuen

verglichen wurden: nun zeigt sich, dass 2 verschiedene Verzweigungsmodi vorkommen, die besonders die Gerüstsubstanz der Gonade betreffen. Darin unterscheiden sich Männchen und Weibchen. Diese Unterschiede liessen sich dann auch bei den anderen untersuchten Brachiopoden herausfinden, die längst als gonochoristisch erkannt waren. Es gelang hierauf auch, die einzelnen Etappen der Oo- und Spermiogenese festzustellen. Die Eibildung verläuft bei *Lingula* in sehr primitiver Form. Es kommen tatsächlich neben den fertilen Eizellen Dotterzellen vor, die von der Eizelle in phagocytärer Weise aufgenommen werden. Sie sind aber viel kleiner als SCHAEFFER sie beschrieben hat, welche eine Gruppe von Nährzellen als eine Dotterzelle auffasste. Bei anderen Brachiopoden treten auch Follikelzellen, zusammen mit besonderen Nährzellen oder ohne Differenzierung von solchen, auf. Auch hierin erweist sich wieder *Lingula* als primitivster Vertreter. Diese Verhältnisse erinnern anderseits wieder ganz an entsprechende bei Polychaeten, insbesondere bei *Polychaeta sedentaria* oder bei anderen den Anneliden verwandten Gruppen. SCHAEFFER wie SENN kommen mit Bezug auf alle untersuchten Organsysteme zum Schluss, dass besonders enge Beziehungen zu den Polychaeten vorliegen, daneben freilich auch solche zu den Prosopygiern. Auf Näheres kann hier nicht eingetreten werden. Ich unterlasse es absichtlich auch, auf die aus der Entwicklungsgeschichte der Brachiopoden bekannten Tatsachen einzugehen.

Folgende Ueberlegungen, die Verwandtschaftsverhältnisse der Brachiopoden betreffend, seien aber noch gestattet.

Wenn *Lingula* und mithin die ganze Abteilung der Brachiopoden getrenntgeschlechtlich ist — SENN weist allerdings bei einigen *Testicardines* Hermaphroditismus nach, der sicher ganz abgeleitet, vom gonochoristischen Zustand aus entstanden ist — so hat das auch für die Phylogenie Bedeutung. Die heute wohl allgemein acceptierte Ansicht zugegeben, dass Hermaphroditismus und Gonochorismus schon ganz frühe in der phylogenetischen Entwicklung der Metazoen neben einander bestanden haben, ist doch in den einzelnen, grösseren oder kleineren systematischen Gruppen der eine oder andere Zustand der primäre. Nun besteht bei festsitzenden Tieren offensichtlich aus leicht verständlichen biologischen Gründen die Tendenz, den Hermaphroditismus zu bevorzugen. Man vergleiche z. B. die vollständig festgehefteten hermaphroditischen Tuni-

caten und den getrenntgeschlechtlichen, nur halb sessilen *Amphioxus.* Die Brachiopoden und ihr ursprünglicher Vertreter *Lingula* sind getrenntgeschlechtlich. Die in engere Beziehung zu ihnen gebrachten Phoroniden und Bryozoen sind aber hermaphroditisch. Somit dürften die Brachiopoden noch weniger von der festsitzenden Lebensweise beeinflusst sein als diese Prosopygier und den gemeinsamen gonochoristischen Vorfahren näher stehen. Solche sind nach allem segmental gegliederte Coelomaten von einem Typus ähnlich dem der Polychaeten.

Zu einer übereinstimmenden Schlussfolgerung führt die Feststellung, dass die festsitzenden Tiere häufig neben der geschlechtlichen ungeschlechtliche Fortpflanzung auftreten lassen. Vergleiche wieder Tunicaten und *Amphioxus.* Die Brachiopoden haben keine ungeschlechtliche Fortpflanzung, wohl aber die Bryozoen; *Phoronis* aber (siehe DE SELYS-LONGCHAMPS 1907 und GILCHRIST 1919) neigt offenbar zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Wir kommen daher zum Schlusse, dass die Prosopygier (insbesondere *Phoronis*, *Bryozoa ectoprocta* und *Brachiopoda*) wohl miteinander verwandt sind, aber nicht in dem Sinne, dass die Brachiopoden von den anderen, schon stark durch die sedentäre Lebensweise spezialisierten Gruppen abzuleiten wären, sondern dass sie von gemeinsamen Annelid-artigen Vorfahren abstammen. Das ist auch der Standpunkt von DE SELYS-LONGCHAMPS (1907). Dann liegt es aber wiederum nahe, den Stiel von *Lingula* als Hinterkörper einer solchen Annelid-artigen Form aufzufassen, der seine Segmentierung verloren hat. Wenn diese sich auch nicht in Resten mehr nachweisen lässt, so kann darauf hingewiesen werden, dass schon bei manchen Polychaeten und verwandten Vermalien die Segmentierung in grösseren Regionen des Körpers verwischt oder verloren gegangen sein kann.

Diese Annelidenableitung der Brachiopoden ist aber durchaus nicht allgemein anerkannt. So hält sie z. B. BLOCHMANN für unwahrscheinlich, während er zwar für eine Verwandtschaft zu Phoroniden und Bryozoen eintritt. (Siehe z. B. noch 1933 Handwörterbuch der Naturw. 2. Auflage).

In stammesgeschichtlichen Schlussfolgerungen soll man vorsichtig sein. Mit den vorstehenden Ausführungen sollte die Aufmerksamkeit auf das Bestehen einer mindestens vergleichend-anatomischen, wahrscheinlich auch phylogenetischen Reihe gelenkt werden, welche von der ursprünglichen *Lingula* zu den special-

isierten *Testicardines* führt. Es ist kein Grund, den Stiel von *Lingula* nicht als primitives Merkmal anzusehen. Daraus ergeben sich unter Berücksichtigung der übrigen Ursprünglichkeit von *Lingula* die möglichen Beziehungen zu anderen Gruppen der Würmer.

ZITIERTE LITERATUR.

1892. Blochmann, F. *Ueber die Anatomie und die verwandtschaftlichen Beziehungen der Brachiopoden.* Arch. d. Ver. d. Freunde d. Naturg. in Mecklenburg. Jahrg. 46.

1933. — Artikel: Brachiopoda, in: Handwörterbuch der Naturwissenschaften 2. Aufl.

1882. Caldwell, W. H. *Preliminary note on the structure, development and affinities of Phoronis.* Proc. Roy. Soc. London. Vol. 34.

1919. Gilchrist, J. D. F. *Reproduction by transverse fission in Phoronopsis.* Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 63.

1904. Hescheler, K. *Palaeontologie und Zoologie.* Vierteljahrsschr. natf. Ges. Zürich. Jhrg. XLIX.

1926. Schaeffer, C. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Brachiopodengattung Lingula.* Acta Zoologica, Bd. VII. Auszug in Vierteljahrsschr. natf. Ges. Zürich. Jahrg. LXXII. 1927.

1934. Senn, E. *Die Geschlechtsverhältnisse der Brachiopoden, im besonderen die Spermato- und Oogenese der Gattung Lingula. Mit phylogenetischen Ausblicken.* Acta Zoologica, Bd. XV. Auszug in Vierteljahrsschr. natf. Ges. Zürich. Jahrg. LXXIX. 1934.

1907. de Selys-Longchamps, M. *Phoronis.* Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 30. Monogr.